

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

Pille-Riin Ressar

**TAIMEDE KAITSEKOHASTUMUSTE TÜÜBID JA NENDE OMAVAHELISED
SEOSED**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Virve Sõber

TARTU 2013

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Kaitsekohastumuste tüübid	6
2.1 Morfoloogiline-struktuurne tüüp	7
2.2 Kemiline kaitse	10
2.3 Assotsiatiivne kaitsetüüp (suhted teiste organismidega)	11
2.4 Ajaline ja ruumiline vältimine	13
2.5 Taime biomassi hulga ja muutustega seotud herbivooriavastased kaitsestrateegiad	14
3. Erinevate herbivooriavastaste kaitsetunnuste vahelised seosed	18
4. Arutelu	21
Kokkuvõte	23
Summary	24
Tänuavaldus	25
Kasutatud kirjandus	26
Lisad	35
Lisa 1. Põhilised herbivooride rühmad	35
Lisa 2. Sekundaarsed metaboliidid, lateks ja proteaasi inhibiitorid	36

Sissejuhatus

Herbivoorid tarbivad u 20% aastasest primaarproduktiooni juurdekasvust (Agrawal 2011), nii looduslikes kui ka inimõjudega ökosüsteemides (Cyr and Pace 1993). Taimed ja nende putukatest herbivoorid moodustavad ligikaudu poole maailma makroskoopilisest biodiversiteedist (Schoonhoven et al. 2005). Tegu on ühe domineerivama interaktsiooniga Maal (Fornoni 2011). Erinevaid herbivoore tutvustatakse lähemalt lisas 1.

Herbivooria mõju taimedele on ulatuslik, esinedes nii isendi kui ka populatsiooni ja koosluse tasemel (Pisanu 2012). Isendi tasemel mõjub herbivooria erinevatele taimeosadele – vegetatiivsetele, generatiivsetele, maa-alustele ja maapealsetele. Herbivoorid eemaldavad taimedelt biomassi ja võivad lisaks kontrollida taime elujõulisust ka füüsilise keskkonna (nt trampimisega mulda kokkusurudes), ressursside kättesaadavuse või konkurentsi-tasakaalu (vähendades konkurentide biomassi) muutmise kaudu (Mulder 1999). On leitud, et maa-alune biomass on suurem, kui maapealne (Schoonhoven et al. 2005). Juurekahjustuse tagajärjeks võib olla ebapiisav vee, toitainete või mineraalide kättesaadavus ja seeläbi väheneb maapealsete taimeosade kasv (Maron 2001, Schoonhoven et al. 2005). Negatiivse mõju suurus oleneb muuhulgas sellest, milliseid taimeosi kahjustatakse. Generatiivsete organite nagu õierao, õite, arenevate viljade ja seemnete eemaldamine või kahjustamine on taimele palju ohtlikum kui lehtede söömine. Häiringule reageerimiseks olev aeg võib olla piiratud, eriti liikidel, kellel on ainult üks paljunemisperiood (üheaastased taimed, monokarpsed taimed, ainuviljalised taimed) (Lowenberg 1994). Oluline on ka mõju ulatus, ehk kui suur osa biomassist eemaldatakse.

Herbivoorid mõjutavad taime populatsioonidünaamikat mõjutades õite hulka, seemne toodangut ja mikrokliimat ning takistades kasvamist ja vähendades ellujäämist (Kolb et al. 2007, Mulder 1999). Mõju taimedele sõltub veel herbivooride toitumisviisist. Putukad, kes toituvad erinevatest lehekudedest, mõjutavad taimepopulatsiooni ulatuslikumalt kui taimemahlast toituvad isendid (Schmitz 2008). Taim-herbivoor vastastikmõju sõltub ka sellest, kuidas herbivoorid mõjutavad mingit kindlat taime kohasuse komponenti ja kui tundlik on populatsiooni kasv toimunud muutustele antud hetkel (Kolb et al. 2007). Samuti mõjuvad populatsiooni kohasusele tihedalt ja intensiivselt toimuvad herbivooridest tingitud häiringud.

Herbivooria olulisus elurikkuse säilitamisele seisneb selles, et nagu teisedki biootilised interaktsioonid võib herbivooria aidata säilitada taimeliikide mitmekesisust kooslustes, elimineerides dominantseid liike. See aitab ülejäänud liikidel eksisteerida. Koosluses, kus herbivoorid puuduksid, kaoksid mitmed taimeliigid dominantide tõttu. Antud protsessi mõjutab ressursside hulk. Herbivooride suure hulga ja väheste ressursside korral kannatab liikide mitmekesisus (Internet 1). Ühe variandina võib herbivoor toituda proportsionaalselt nii dominantsetest kui nõrgematest konkurentidest. Sel juhul on herbivooria mõju väike ja suuresti määratud isendite suhtelise vastupanuvõimega (Keddy 2007).

Arvestades eelnevalt kirjeldatud suureulatuslikku mõju taimedele, ei ole üllatav, et taimedel on koevolutsioonis herbivooridega välja kujunenud hulganisti kaitsemehhanisme (Carmona et al. 2011). Leidub nii füüsilisi kui ka keemilisi kaitsemehhanisme, mis näiteks vähendavad lehtede kvaliteeti toiduna (nt terpeenid) (Mithöfer & Boland 2012), muudavad keeruliseks lehtede tarbimise ja kättesaadavuse (nt astlad, ogad, karvakesed) (Hanley et al. 2007), on herbivooridele mürgised (nt alkaloidid, fenoolid jt) (Mithöfer & Boland 2012) või meelitavad ligi herbivoore ründavaid putukaid (nt õievälised nektarinäärmed) (Koptur 1992).

Enamasti kasutavad taimed herbivooride vastases kaitstes korraga mitut erinevat strateegiat st neil esineb üheageselt mitmeid kohastumuslikke tunnuseid, mis on seotud herbivooride vastase kaitsega (Duffey & Stout 1996, Schoonhoven et al. 2005). Selliseid ühel liigil esinevaid kaitsetunnuste komplekse nimetatakse kaitsesündroomideks (Agrawal & Fishbein 2006, Kursar & Coley 2003) Arvatakse, et herbivooria vastaste tunnuste esinemine peegeldab taimeliikide ökoloogilist erinevust (elupaiga tüüp ning kvaliteet ja/või taime suurus) (Feeny 1976, Janzen 1966). Empiirilised uurimused selliste sündroomide esinemise kohta looduses on aga suhteliselt harvad (Agrawal & Fishbein 2006, da Silva & Batalha 2011, Travers-Martin & Muller 2008).

Teisalt võivad erinevad herbivooriavastase kaitsega seotud tunnused olla omavahel hoopis negatiivselt seotud, mis näitab lõivsuhet vastavate tunnuste vahel ehk kaitse 'hinda' (Twigg & Socha 1996). Sellise lõivsuhte näiteks on suure hulga sekundaarsete metaboliitide sünteesimise asemel toimuv kiire lehpinna suurenemine, kõrgem lämmastiku tase ja vähesem hulk sekundaarseid metaboliite (Kursar & Coley 2003). Ka kaitsetunnuste vahelise lõivsuhte esinemise kohta on loodusest leitud vastukäivaid andmeid (Agrawal & Fishbein 2006, Duffey & Stout 1996, Paul & Hay 1986). Arvatakse, et kaitsetüübid on omavahel lõivsuhtes, kuna ressursid on piiratud ja neid tuleb erinevate füüsiliste ja keemiliste kaitsetüüpide vahel jagada (Aide & Londono 1989, Eck et al. 2001, Read et al. 2009). Eeldatakse, et lõivsuhtes olevad

taime kaitsemehhanismid on võrdse kohasusega (Kursar & Coley 2003). Ehk ressursside piiratuse korral jagatakse ressursid võrdselt keemilise ja füüsilise kaitsetüübi vahel. See aga ei pruugi alati nii olla (Kursar & Coley 2003).

Käesoleva lõputöö üheks eesmärgiks on anda ülevaade erinevatest herbivooriavastastest kaitsekohastumuste tüüpidest. Teiseks eesmärgiks on uurida, milliste kaitsetunnuste vahelisi seoseid on tänaseks uuritud ja mis tulemustele jõutud. Töö koosneb kahes peatükist ja arutelust. Milles tutvustatakse erinevaid herbivooride vastase kaitsekohastumuse tüüpe ja nende kaitsetunnuste vahelisi võimalikke seoseid.

2. Kaitsekohastumuste tüübid

Sessiilsete organismidena ei saa taimed põgeneda, et end kaitsta, seega tuleb neil rakendada teisi kaitsestrateegiaid (Maffei et al. 2007a). Taimede kaitsekohastumusi herbivooride vastu võib jaotada erinevatel viisidel. Esiteks morfoloogilised-struktuursed, takistused herbivoori toitumisele (Keddy 2007). 2) keemilised (toksiinid, seedimist raskendavad ained) (Carmona et al. 2011). 3) assotsiatiivsed (suhted teiste organismidega). 4) ajaline ja ruumiline vältimine ja 5) taime biomassi hulga ja muutustega seotud herbivooriavastased strateegiad. Viimasel juhul on tegemist taime suuruse mõjuga, tolereerimise ja ülekompenseerimisega. Järgnevates alapeatükkides kirjeldan taimede kaitsekohastumuse tüüpe selle jaotuse alusel (tabel 1).

Tabel 1. Kaitsekohastumuste tüübid, alatüübid ja näited loodusest

Kaitsekohastumuse tüüp	Alatüüp	Näide loodusest
morfoloogiline-struktuurne tüüp	astlad, ogad, karvakesed	lehekarvad üheksavägisel
	vaha, kõva struktuur	kõrreliste sitkus
keemiline kaitse	sekundaarsed metaboliidid	tsüanogeensed glükosiidid glükosinolaadid terpenoidid alkaloidid fenoolid proteaasi inhibiitorid lateks
assotsiatiivne tüüp	paistetanud astlad, õõnused lehtedes	<i>Acacia drepanolobium</i> il leiduvad alusel paistetunud astlad
	õienektar ja õievälised nektarinäärmed	kressi õienektar
	endofüütsed seened	endofüütne seen <i>Neotyphodium</i>
ajalise ja ruumilise vältimise tüüp	fenoloogiline nihe	tamm väldib külmavaksikut (<i>Operopthera brumata</i>)
	ruumiline vältimine	refuugiumid taimesibulate sügavamale viimine
taime biomassi hulga ja muutustega seotud herbivooriavastased kaitsekohastumustüüp	taime suurus	puude ja põõsaste suuremaks kasvamine
	tolereerimine	põldrõigas suudab tolereerida lehepinna kadu kuni 25%

	kompanseerimine/ülekompe nseerimine	puuvillapõõsa okste harunemise suurenemine või kõrvale harunemise vähendamine
--	--	---

Kuid taimede kaitsestrateegiaid võib jagada ka teisiti. Näikeks püsivaks ehk konstitutsiooniliseks kaitseks ja esilekutsutavaks ehk indutseeritavaks kaitseks, mis kutsutakse spetsiaalselt esile kindlate vaenlaste olemasolul. Mõlemat, nii püsivat kui ka esilekutsuvat kaitsemehhanismi saab omakorda jagada otseseks ja kaudseks (Mithöfer & Boland 2012).

Otsesed kaitsemehhanismid toimivad agressori vastu vahetult. Tüüpilised näited on morfoloogilised tunnused nagu ogad, okkad, kõrgendatud ligniini tase (Duke et al. 2000) ja toksiidid või eemale peletavad ained (van Poecke & Dicke 2004). Olulised on erinevates kudedes leiduvad metaboliidid, mis võivad olla toksilised, söödamatud, või vähemasti maitsetud (Mithöfer & Boland 2012). Trihhoomid võivad osaleda nii keemilises kui morfoloogilises kaitstes. Nad on mehaaniliseks barjäärriks, kuid näärmekarvad võivad hoida ka sekretsiooni struktuure, mis sisaldavad toitumise või munemise tõrjevahendeid ehk toksiidid (Duke et al. 2000). Kaudsete kaitsemehhanismidena kasutavad taimed suhteid teiste organismidega, nt kiskjate ja parasiitidega (van Poecke & Dicke 2004). Lisaks võib taimedel olla struktuure, mis on elupaigaks kiskjatest lüljalgsete jaoks, nt paistetunud astlad, õõnsused lehtedes. Kaudseks kaitsemehhanismiks on veel lüljalgsetest mutualistidele toiduressursside (nektar kas õitest või õievälistest nektarinäärmetest) pakkumine (Rudgers 2004, Schoonhoven et al. 2005).

2.1 Morfoloogiline-struktuurne tüüp

Morfoloogilise-struktuurse tüübi puhul on tegemist igasuguse morfoloogilise või anatoomilise taimetunnusega. See annab kohasuse eelise taimele, peletades taimest toituda soovivaid herbivoore (Boege & Marquis 2005). Tegu on kaitsemehhanismi tüübiga, kuhu kuuluvad okkad, ogad ja karvakesed, taime suurusest tulenev kaitse ja erinevate taimeosade kaetus kaitsva vahaga. Mõnda taime kaitseb kõva struktuur, mis sisaldab ligniini ja tselluloosi (Keddy 2007). Füüsiline kaitse ei esine igas rakus ja koes.

Astlad, ogad ja karvakesed on evolutsiooniliselt esmased teimedel esinevad kaitsemehhanismid herbivooride vastu (Grubb 1992). Astlaid saab jagada kaheks vastavalt sellele, kas tegu on varre või lehe tekisega. Leheastel on teravatipuline ja muundunud lehe keskroost ja lisaks ka leht, millel on torkavad servad. Võsuastla puhul on tegemist puitunud teravatipulise varre/oksa muudendiga. Ogad on igasugused teravatipulised väljakasvud epidermist või koorest, mis sageli paiknevad ebakorrapäraselt (Grubb 1992). On pakutud, et eredavärvilised ogad ja astlad näiteks alamsugukonnas agaavilised ja sugukonnas kaktuselised on ohu märgiks imetajatest herbivooridele (Lev-Yadun 2001). Üldiselt peetakse eelmainitud kaitsemehhanisme efektiivsemaks pigem selgroogsete kui selgrootute herbivooride vastu, kuna siin mängib rolli taime ja herbivoori suuruse vahekord (Cooper & Owensmith 1986). Seda toetab geograafiline sünkroonsus suurte herbivooride ja antud morfoloogiliste tunnustega taimede vahel (Hanley et al. 2007). Seal, kus eksisteerivad suured herbivoorid, on taimedel välja kujunenud just sellised kaitsemehhanismid – astlad ja ogad. Selliste mehhanismide tõhususe näiteks võib tuua teravalehise iileksi (*Ilex aquifolium*), mille erakordselt teravad lehed kannatavad palju vähem herbivooria all kui naabruses olevad vähem leheastlaid omavad liigikaaslastest taimeisendid (Obeso 1997).

Trihhoomid ehk taime karvakesed esinevad hulgaliselt erinevatel taimedel. Tegemist on ühe- või hulkrakuliste moodustistega, mis ulatuvad välja epidermi rakkudest. Nad võivad olla kuju, suuruse, asukoha ja funktsiooni poolest väga mitmekesised (Werker 2000). Eristatakse näärmeteta ja näärmetega trihhoomi. Taime vastupanuvõimet putuka kahjustustele suurendavad enamasti näärmeteta trihhoomid. Need loovad efektiivse barjääri, mis hoiab eemale väikesi putukaid, raskendades nende liikumist ja takistades kokkupuudet taime pinnaga. Tihe karvastik võimaldab eemal hoida väikesi pistmis-, imemissuistega putukaid, mis takistab neid epidermini jõudmast (Southwood 1986). Näiteks Põhja-Ameerika liigil üheksavärgine (*Verbascum thapsus*) on lehekarvad, mis kaitsevad rohutirtsude eest struktuuriselt (Hanley et al. 2007). Trihhoomide tihedus ei pruugi sõltuda ainult abiootilistest kasvutingimustest, vaid võib tuleneda herbivoori kahjustustest. Mitmete liikide puhul nagu kaktused ja erinevad puud on leitud, et vastusena putuka toitumisele kasvab trihhoomide hulk (Dalin & Bjorkman 2003, Traw & Dawson 2002). Trihhoomid võivad takistada munemist (Chiang & Norris 1983), kuid teistest küljest võib karvane pind anda parema haarduvuse ja seetõttu eelistatakse antud pinda (Robinson et al. 1980). Enamasti on siiski paljad taimevormid märksa vastupanuvõimelisemad (Schoonhoven et al. 2005). Paljaste taimevormide lisa eeliseks on kaitsev vahakiht, millel on lisaks libedusele veel mitmeid keemilisi funktsioone (Dalin & Bjorkman 2003, Traw & Dawson 2002).

Vaha, ligniinsed ja tselluloossed kõvad moodustised on taime pinnal väga mitmekesised mikrotekstuudid ning ühe- või mitmerakulised epidermaalset päritolu moodustised. Antud struktuurid on inimese silma eest varjatud, kuid nende olemasolu on väga oluline väikeste herbivooride ja looduslike vaenlaste vastu (Schoonhoven et al. 2005).

Enamus soontaimede kutiikulatel on õhuke kiht väga hüdrofoobseid koostisosi. Need vahast katted omavad olulist rolli kaitstes kuivamise, putukatest herbivooride ja taime patogeenide sissetungi vastu. Vahakihid varieeruvad paksuse poolest ja nende kogus varieerub taime kuivkaalus mürdosast kuni mitme protsendini. Vahakihid ei ole homogeensed struktuurid, vaid koosnevad keemiliselt ja mehaaniliselt eraldiseisvatest kihtidest (Jetter et al. 2000). Vaha kristallid, millel on väga suur vormiline varieeruvus, koosnevad siledast ja võimalikult amorfsest vahakihist kõikidel õhuga kokku puutuvatel pindadel (Barthlott et al. 1998). Taimed, kelle kutiikula on kaetud libeda vahakihiga, põhjustavad putukatele mitmesuguseid probleeme (Eigenbrode & Espelie 1995).

Lisaks vahale kaitseb taime tema kõva kude. Taime rakuseinad on tugevad makromolekulide nagu tselluloosi, ligniini, suberiini ja kalluse tõttu. Antud makromolekulid koos sklerenhüümse koega kaitsevad taime mehaaniliste vigastuste ja suiste poolt läbilõikamise, rebimise või imemise eest. Järelikult on lehe kõvadus efektiivne tegur vähendamaks herbivooriat, kuna lehe sitkus ennustab kõige paremini, kui kõrge on herbivooria tase teatud liigil (Coley 1983). Taime lehed varieeruvad suuresti sitkuse ja kõvaduse poolest. Näiteks kõrrelised on kolm korda sitkema kui keskpärane rohune (Bernays 1991). Lehe sitkus erineb ka kliimavöötmegi. Näiteks troopilises metsas on lehe sitkus kolm korda suurem kui parasvöötmes metsas. Selline erinevus võib osaliselt tuleneda troopikas olevast suuremast putukherbivooriast, kus keskmine folivooria hulk on kuni 16,6% võrreldes 7% parasvöötmes kliimas (Dyer & Coley 2002). Kõrrelised, lõikheinalised ja palmilised sisaldavad räni kuni 16% oma kuivkaalust. Amorfse räni ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) osakesed hoiustatakse rakuseintes ja –luumenis (Epstein et al. 1999), mis võivad põhjustada toitumise käigus putuka suistelt hammaste kaotust (Schoonhoven et al. 2005). Näiteks C_4 taimedel on putukate herbivooria vastu söödavate rakkude kestad kindlustatud hemitselluloosiga, mis on mitmete putukatele seedimatu (Scheirs et al. 2001).

2.2 Kemiline kaitse

Lugematul arvul herbivooride vastaseid kaitsestrateegiaid põhinevad suurel mitmekesisusel taimekeemias. Taimed võivad sünteesida hinnanguliselt rohkem kui 200 000 ühendi, millele viidatakse kui spetsialiseerunud metaboliitidele, mis tekivad vastusena konkreetsetele ökoloogilistele väljakutsele (Pichersky & Lewinsohn 2011).

Taimed, tundes ära herbivoori, peavad olema võimelised herbivooride saadud signaale konverteerima sobivaks biokeemiliseks või füsioloogiliseks rakuvastuseks (Maffei et al. 2007a, b). Selleks on taimed arendanud hulgaliselt erinevaid keemilisi kaitsemehhanisme. Tegemist on ainetega, millel otsene roll ainevahetuses puudub või pole teada (Keddy 2007). Seepärast kutsutakse neid sekundaarseteks metaboliitideks. Sekundaarsete metaboliitide võimalik mõju herbivooridele on toksiline, peletav, arengut ja kasvu inhibeeriv, viljakust ja toidu seeditavust vähendav. Need on suureks barjääriks herbivooridele. Mõned neist on püsivalt sünteesitavad, teised indutseeritakse pärast rünnakut. Mõned komponendid mõjuvad vahetult herbivoorile, teised ained toimivad kaudselt, mõjutades teistel troofilistel tasemetel olevaid organisme, kes kaitsevad taime herbivoori eest (Mithöfer & Boland 2012). Pole leitud seost sekundaarsete metaboliitide kontsentratsiooni ja herbivooride tundlikkuse vahel. Selleks on mitmeid erinevaid põhjuseid (Carmona et al. 2011).

Üheks võimaluseks on see, et taim-herbivoor võidurelvastumine muudab enamiku sekundaarseid metaboliite bioloogiliselt ebafunktsionaalseks. Kiire koevolutsiooni tagajärjel tekib palju jäänukeid, mille alleshoidmine ei ole kulukas. Kui selline kuhjumisprotsess on tavaline, siis võivad enamik sekundaarseid metaboliite olla mineviku koevolutsiooni jäänukid. Neist on väga keeruline eraldada hetkel herbivooride vastu kasutatavaid. Teiseks võimaluseks on morfoloogiliste ja füüsiliste tunnuste suurem mõju (Carmona et al. 2011).

Veel üheks võimaluseks on taimede sekundaarsete metaboliitide suur rohkus, mis võis olla arenenud spetsiifilise herbivoori või herbivooride grupi vastu. Osad kemikaalid omavad mõju suuremale hulgale herbivooridele, teised ainult spetsiifilistele ja kolmandad mõjutavad ainult segunenud juhul herbivoore. Spetsialiseerunud herbivoorid arendavad sageli vastuadaptatsioone sekundaarsetele metaboliitidele, saavad sellele keemilisele kaitsele vastu ja võivad neist koguni kasu saada (Carmona jt 2011).

Paljud püsivad kaitsemehhanismid on taimetele kahjulikud või koguni mürgised (Jones & Vogt 2001). Minimaliseerimaks taime enda võimalikku mürgistamist, on paljud ühendid tavaliselt talletatud osadesse, kus on piiratud metaboolne aktiivsus nagu vakuoolid või apoplast. See on ilmne alkaloididele ja lisaks ka fenoolsetele ainetele (Mithöfer & Boland 2012). Kõige tavalisemalt varutakse neid konjugeeritult inaktiivsena, enamasti glükosiididena (Jones and Vogt 2001), et hoida neid eraldatuna aktiveerimast hüdrolaase (Mithöfer & Boland 2012).

Sekundaarsed metaboliidid kuuluvad mitmetesse keemilistesse klassidesse nagu näiteks terpeenid, steroidid, lämmastikku sisaldavad alkaloidid, fenoolid jne. Kõik need ühendid erinevad struktuuri poolest, viidates vastupanuvõimet erineva struktuuridega vaenlastele. Lisaks toimivad mõned komponendid kõigi ärritajate vastu, kui teised piirduvad kindlate taksonitega (Mithöfer & Boland 2012). Erinevaid sekundaarseid metaboliite tutvustatakse lähemalt lisas 2.

2.3 Assotsiatiivne kaitsetüüp (suhted teiste organismidega)

Paljudel taimeliikidel esineb tunnuseid, mis meelitavad ligi herbivooride vaenlasi. Sel viisil kaitsevad need liigid end kaudseid kaitsemehhanisme kasutades. Mõnedel taimeliikidel esineb struktuure, mis on elupaigaks kiskjatest lüljalgsete jaoks, nt paistetunud astlad, õõnsused (*domatium* inglise keeles) lehtedes. Teised liigid tagavad lüljalgsetest mutualistidele toiduressursse nagu õienektar ja õievälised nektarinäärmed (Rudgers 2004, Schoonhoven et al. 2005). Viimaseid leidub enam kui üheksakümnes taimesugukonnas (Koptur 1992). Seda taime ja kiskjatest või parasiitsete putukate vastastikmõju nimetatakse kaitsvaks mutualismiks. Lüljalgsete ülesanne selles on kaitsta taime ja vastutasuks saavad nad taime ressursse (Rudgers 2004). Lisaks lüljalgsetele on taimedel mutualistlikud suhted ka endofüütsete seentega. Käsitlen antud alapeatükis lähemalt kõiki.

Õõnsused on katteseemnetaimedes laialt levinud ja need on oluliseks seoseks taime ja putuka vahel. Õõnsusi leidub enam kui üheksakümnes erinevas taimesugukonnas. Sageli esinevad need väikeste karvatupsudena, taskutena lehe sees või pearoo liitumiskohas lehe alumisel poolel. Õõnsusi leidub ka tüvedes ja asteldes, mida leidub tuhandetel troopilistel taimeliikidel (Schoonhoven et al. 2005). Nendes struktuurides elutsevad asukad on sageli olulised herbivoorsete lestade ja seenparasiitide populatsioonide vähendamisel (Odowd & Willson 1991). Näiteks on leitud, et puuvillataime lehtedele õõnsusi imiteerivate struktuuride lisamise järel suurenesid neil taimedel elavate kahjutute lestade populatsioonid ja vähenesid herbivoorsete lestade populatsioonid (võrreldes kontrolltaimedega). Lisaks suurenes

õõnustega taimede seemnetoodang 30% (Agrawal & Karban 1997). Troopilisteliikidel esinevad õõnsused pakuvad sageli sipelgatele varju- ja pesapaika. Karnivoorsed sipelgad kaitsevad taime putukakahjustuste eest (Huxley & Cutler 1991). Lisaks 'aitavad' need sipelgad taimedel ressursse säästa. Taimed, kes on sipelgate poolt kaitstud, ei pea investeerima kulukasse keemilisse kaitse, vastupidiselt sugulasliikidele, kes ei taga sipelgatele elupaiku (Schoonhoven et al. 2005).

Lisaks elupaika pakkuvatele struktuuridele toodavad taimed oma õites nektarit, et tolmeldajaid ligi meelitada. Õienektarit tarbivad ka karnivoorid ja herbivoorid. Seetõttu külastavadki karnivoorsed putukad, nt sipelgad, regulaarselt õisi, et koguda nektarit (Schoonhoven et al. 2005). Näiteks kressil (*Rorippa indica*) patrullivad sipelgad herbivoorset putukat kohates tapavad ta ja viivad pessa (Yano 1994). Sipelgad ei mõjuta taime tolmeldamisprotsessi: sipelgatega taimed ja sipelgateta taimedel on umbes sama suur seemneproduksioon (Schoonhoven et al. 2005). Seega kaitseb õienektari tootmine taimi kaudselt herbivoorsete putukate eest.

Lisaks õienektarile omavad taimed ka õievälist nektarit, mis toodetakse nektarites, mis asuvad lehtedel või leherootsul (Koptur 1992). Õievälised nektarid on suhkrut tootvad näärmed, mis asuvad väljaspool õit. Kõige tavalisemalt leidub neid lehelabal, -roodudel, -rootsul, tüvel või taime reproduktiivsete osade läheduses, kuid neid võib leida ka abi- ja idulehtedel (Bentley 1977). Õievälised nektarid võivad olla struktuurilt väga erinevad: lihtsatest näärmepindadest kuni detailsete karikate ja klappideni koos karvade ja selgelt eristuva pigmentatsiooniga. Kuid õievälised nektarinäärmed võivad olla kulukad, kui puuduvad ligimeelitavad sipelgad. Herbivoore meelitab antud nektar endiselt ligi, kuid puuduvad taime kaitsvad sipelgad (Rudgers 2004).

Lisaks eelnenud kaitsestruktuuridele kaitsevad taime mutualistlikud suhted seentega, täpsemalt endofüütidega. Endofüütsed seened, kes paiknevad kas raku sees või rakuvaheruumides ja on levinud taimede kõigis tähtsamates kudedes, ja ei kahjusta oma elutegevusega taime. Endofüüt erineb mükoriisast puuduva seeneniidistiku tõttu. Endofüüdid elavad kas kogu või vähemasti suurema osa oma elutsüklist taime osade sees (Saikkonen et al. 1998) ning põhjustavad suuri muutusi taime kasvus ja keemilises koostises. Seeläbi omavad nad suurt mõju testele organismidele, kes toituvad antud taimedest (Hartley & Gange 2009). Üldtuntud rühm endofüüte on perekonnast *Epichloë* (kottseened ja tungalteralised), samuti endofüüdid perekonnast *Neotyphodium* (Brem & Leuchtmann 2001), mis on ökoloogiliselt ja majanduslikult oluline perekond (Hartley & Gange 2009). arvatakse, et endofüüdid tõstavad

otseselt peremeestaimede vastupanuvõimet herbivooride vastu, tagades nakatunud taimedele täiendava keemilise kaitse (Hartley & Gange 2009). Näiteks võivad nad toota alkaloidide, mis peletavad herbivoore eemale (Faeth 2002). Seeläbi tõuseb peremeestaimede kohasus: paraneb taime kasv ja suureneb seemnetoodang, suureneb vastupanu põuale ja tekib kaitse taimepatogeenide ja herbivooride vastu (Brem & Leuchtmann 2001).

Taimedel on mitmeid võimalusi kaitsta end teiste organismide abil, muidugi on tegu mutualistliku suhtega, kus taim peab kaitsekohastumuse eest kas nektarit tootma, vastavaid struktuure kasvatama või loovutama 'vastutasuks' orgaanilisi aineid.

2.4 Ajaline ja ruumiline vältimine

Vältimine on oluline mehhanism, tänu millele tulevad taimed toime herbivooride kahjuliku mõjuga. Ajalise ja ruumilise vältimise puhul on tegemist taime väliste kaitsetunnustega, mis sisaldavad erinevaid bioloogilisi ja füüsilisi keskkonna komponente (Milchunas & Noy-Meir 2002).

Ajalise vältimise puhul on peamiseks kaitsetunnuseks fenoloogiline nihe, millega välditakse näiteks putukherbivoore. Taimed väldivad intensiivset herbivooriat muutes sünkroonsust taime fenoloogia ja putukate ilmumise või elustaadiumi vahel. Näiteks enamik lehtedest toituvaid liblikalisi, nt külmavaksiku (*Operopthera brumata*) vastsed, on võimelised tamme ründama koheselt pärast punga puhkemist kuni esimeste lehtedeni. Suur osa vastsetest nälgib, kui pungad puhkevad mitmeid päevi enne munade koorumist või vastupidi (Feeny 1970, 1976). Taime seisukohast on selline fenoloogiline nihe kasulik, kuna külmavaksiku vastsete poolt tehtavad kahjustused jäävad seetõttu oluliselt väiksemaks. Sarnane ajaline vältimine võib ilmnedagi suurte maapealsete rohusööjate puhul, kui nende migratsioonimustrid on ennustatavad (Milchunas & Noy-Meir 2002). Lisaks ka merekeskkonnas, kus vetikaliikide pikad kasvuvormid on head konkurendid, kuid atraktiivsed herbivooridele. Seega ilmuvad need pikad kasvuvormid hooajal, kui herbivooride aktiivsus on madal (Lubchenco & Cubitt 1980).

Ruumiliseks vältimiseks peetakse refuugiume. Refuugiumid omavad struktuurset komponenti, mis võimaldab otsest füüsilist kaitset antud kohaga seonduvale individuaalsele potentsiaalselt ohu all olevale taimel. Kaitse täielik tagamine refuugiumis oleneb spetsiifilisest refuugiumi iseloomust ja herbivoorist. Tegemist on ainsa vältimistüübiga, mis mõjutab taimede bioloogilist mitmekesisust (Milchunas & Noy-Meir 2002).

On olemas looduslikke refuugiume ja inimtekkelisi refuugiume. Looduslikud refuugiumid erinevad eksperimentaalsetest aladest või parkidest ja kaitsealadest selle poolest, et nad olid enamasti olemas sama kaua või enne, kui praeguse aja herbivoorid. Eksperimentaalsed alad, pargid ja kaitsealad rajati kohtadesse, mis olid varasemalt herbivooride poolt häiritud, kus koosluste vaheldumine herbivooride tõttu võis juba toimuda (Milchunas & Noy-Meir 2002). Taimestiku vaheldumine on eriti tavaline steppides, kus inimene kontrollib herbivooria taset või kus herbivooride hulk sõltub otseselt taimestikust (van de Koppel & Rietkerk 2000).

Refuugiume jagatakse ka bioloogilisteks ja geoloogilisteks. Väikesed geoloogilised refuugiumid (kivipaljandid, kaljud jne) mõjutavad palju enam kas positiivselt või negatiivselt taime mikrokeskkondi, kui suured geoloogilised refuugiumid (tasandikud, saared) (Milchunas & Noy-Meir 2002), kuna märksa lihtsam on häirida väikese pindalaga keskkonda. Bioloogilise refuugiumi puhul on tegemist teise taimega, mis kaitseb sihtmärk taime. Seetõttu loetakse antud ruumilist vältimist vahel assotsiatiivseks kaitseks. Antud refuugium aitab kaitsta pigem suurte generalistidest herbivooride vastu, kuna pisikesed selektiivsed imetajad on võimelised kätte saama söödavad osad bioloogilisest refuugiumist (Milchunas & Noy-Meir 2002).

Taimed suudavad herbivoore vältida ka taimesibulaid sügavamale viies. Üheks huvitavaks ruumiliseks vältimiseks on seos gasellide ja liiliate vahe. Gasellid on sügavusest tulenevalt liilia sibulate selektiivsed sööjad, millest tulenevalt jäävad alles liiliad, kelle sibulad on sügavamal (Ward & Saltz 1994).

2.5 Taimede biomassi hulga ja muutustega seotud herbivooriavastased kaitsestrateegiad

Taimedel on lisaks vastuhakkamisele ja vältimisele veel strateegiaid vältimaks või peletamaks herbivoore. Taim võib herbivoorile mõjuda oma suurusega. Lisaks sellele võib taim ressursside olemasolu korral herbivoori kas tolereerida või kompenseerida tehtud kahju. Nii tolereerimine kui ka ülekompenseerimine näitavad seda, et taimedel võib puududa võime produtseerida kohandatud fenotüüpe individuaalsetele väljakutsele (Haukioja & Koricheva 2000). Taimel on üldisemad kaitsemehhanismid ja ühele spetsiifilisele kahjutegijale on keeruline vastust anda, mille tõttu taim tolereerib või kompenseerib.

Taime suurus on oluline faktor vastupanus herbivooridele. Näiteks noortele seemikutele mõjub herbivooria märksa tugevamalt nende väikeste mõõtmete ja väheste ressursside tõttu (Horvitz & Schemske 2002). Sarnane selektsioon võib ilmnedagi kiiresti kasvavate põõsaste liikide ja puude puhul, kus herbivoor ei suuda taime tema suuruse tõttu jäädavalt kahjustada (Milchunas & Noy-Meir 2002).

Otseselt herbivooria ja taime suuruse vastastikusest mõjust artikleid antud *web of knowledge* andmebaasis ei leidunud. Puudusid vasted märksõnadele „plants (big) size as defence against herbivory/herbivores“ või „how plant size affects herbivory“. Leidus artikleid (nt Boege & Marquis 2005) pigem selle kohta, kuidas suure hulga ressursside omamine vähendab herbivooria mõju taimetele. Sellest võib teha järelduse, et mida enam omab taim ressursse, seda suuremad mõõtmed on tal võimalik saavutada. Selletõttu on herbivooria mõju taimetele väiksem.

Puude ja põõsaste suureks kasvamise faktorit loetakse ruumiliseks vältimiseks. Põõsad, mis kasvavad kiiresti suureks väldivad kiiremini herbivooride kahjustavat mõju. Sarnaselt on puude seemnetel suurem suremus kui suuritel puudel (Milchunas & Noy-Meir 2002)

Tolerants on taime vastupanu üks vorme, milles taim saab hakkama vähenenud biomassiga ehk kasvab, paljuneb või parandab vigastusi kindla määraneni (Haukioja & Koricheva 2000) (Eigenbrode & Clement 1999). Tegemist on määraga, kus herbivoor mõjutab taime kohasust, kuid kohasus jääb tänu tolerantile sarnaseks kahjustamata seisundis olevale kohasusele (Strauss & Agrawal 1999). Tolerants ei põhjusta valikulist survet herbivooride populatsioonile (Eigenbrode & Clement 1999) ja seetõttu võivad herbivoorid vastata tolerantile väga erinevalt (Tiffin 2000). Maapealsed taimed taluvad looduslikes kooslustes lehepinna kadu keskmiselt 18%. Individuaalselt on see taimedel väga erinev. Näiteks ristõieliste hulka kuuluv põldrõigas suudab taluda lehepinna kadu kuni 25% ilma, et seemnetoodang väheneks. Noored taimed ja seemned võivad olla väheste tolerantivõimega, kuna tärkamisfaas on ellujäämiseks kriitiline. Tolerantsi saab hinnata ainult taime gruppide põhjal, kes on suguluses või kloonitud, kuna taime individuaalset kohasust ei saa uurida kahjustatud ja kahjustamata staadiumis (Strauss & Agrawal 1999).

Enamus uurimusi tolerantist keskendub rohttaimedele, et hinnata majanduslikku kahju saagile ja söödataimedele. Uurimusi puittaimedest on vähem, kuna vastupidavatel puittaimedel on keeruline mõõta eluaegse kohasuse tagajärge (Haukioja & Koricheva 2000). Lisaks tuleneb uurimuste vähesus kaudsest järeldusest, et rohttaimed suudavad paremini

herbivooriat tolereerida kui puittaimed. See arvamus võib olla osaliselt vastav tähelepanekutele, et putukate puhangud põhjustavad vahel metsapuude kärbumist, eriti okaspuudel (Bejer 1988, Mattson et al. 1988). Kuigi puu kärbumine antud juhtumites ei ole põhjustatud esmaste herbivooride tõttu vaid sekundaarsete kahjurite poolt nagu kooremardikad ja seondunud seened (Haukioja & Koricheva 2000).

Üldiselt on tolerants kõige vähem ettetulev kaitsemehhanismi tüüp. Näiteks uurides 200 ülevaadet lülialgsetest kahjurite suhtes, oli tolerantsist kirjutatud ainult 10%. Tolerantsi on dokumenteeritud vähemalt 13 taimeliigi puhul (Eigenbrode & Clement 1999) ja selle madal uurimise tase võib peegeldada antud kaitsemehhanismile pööratud vähest tähelepanu (Schoonhoven et al. 2005).

Tolerants herbivooria vastu erineb suuresti taime liigiti. Näiteks lehekoe eemaldamine herbivooride poolt vähendab lehe pinda, mis on vajalik fotosünteesi jaoks. Samas suurendab see valguse ligipääsu lehtedele võrastikus, mis olid varem varjus. Seeläbi suureneb fotosünteesi tootlikkus järele jäänud lehtedes. Tolereerimiseks paigutatakse võimalikud kõrged süsinikuvarud juurtest ümber idudesse ja maapealsetesse osadesse paljunemiseks (Strauss & Agrawal 1999).

On leitud, et toitainete kättesaadavus on negatiivses seoses tolerantsiga mitmete liikide puhul, eriti kui toitainete tase on kõrge. Üks seletus sellele võib olla, et toitained üldiselt vähendavad juurte ja idude suhtarvu, mis on omakorda seotud vähenenud tolerantsiga. Vee ja valguse kättesaadavus on oletatavalt positiivses seoses tolerantsiga (Strauss & Agrawal 1999).

Kompensatsioon on termin, mida kasutatakse, et hinnata taimede tolerantsi määra. Kui suguluses olevate kahjustatud ja kahjustamata taimede kohasus on sama suur, siis esineb neil taimedel võime täielikult kompenseerida herbivooriat. Kui kahjustatud taimedel on suurem kohasus, kui nende kahjustamata sugulasisenditel, siis need taimed ülekompenseerivad herbivoore (Strauss & Agrawal 1999).

Taimed koosnevad korduvatest hulgirakulistest ühikutest, milles igaühes on oma meristeem. Taime eluks tervikuna ei ole üksik ühik vajalik. Antud ühikud vähendavad suuresti herbivooride kahju tekitavat mõju ja aitavad taimel koe eemaldamisest kiiresti taastuda. Vastupidi on lugu enamiku loomadega, kes ei koosne sellistest moodulitest ja kes mõne kehaosa eemaldamisel hukkuvad või on tõsiselt vigastatud. Kerge taastumine taimedel tuleb meristeemide olemasolust ja varude ümberjuhtimisest kasvavatesse kudedesse. Samuti mõjub herbivooria ajastus, varude olemasolu, vee kättesaadavus, toitained ja valguse olemasolu

(Schoonhoven et al. 2005). Kompenseerimise ja ülekompanseerimise dünaamika seisneb selles, et kui apikaalne meristeem hävitatakse herbivooride poolt, vabaneb alumine meristeem apikaalsest kontrollist, ning antud meristeemi aktiveerimine võimaldab taime kasvamisel jätkuda. Kui mitmed värskelt aktiveeritud meristeemid jäävad pikaajaliselt aktiivseks, kasvavad nad rohkem, kui kasvanuks siis, kui nad olid maha surutud apikaalse dominantsi poolt. Nende meristeemide kasv koos võib põhjustada kahjustatud taime kasvu võrdseks või koguni ületab terve taime kasvu (Haukioja & Koricheva 2000). Näiteks suurenes puuvillapõõsa (*Gossypium hirsutum*) okste harunemine vastusena pungade eemaldamisele (Sadras 1996) ja vähenes okste kõrvale harunemine vastusena lehetäide rünnakule (Rosenheim et al. 1997). Tagati täielik kompenseerimine mõlemale kahjutüübile (Strauss & Agrawal 1999) ehk tagati võrdne seisund terve taimega.

3. Erinevate herbivooriavastaste kaitsetunnuste vahelised seosed

Eelmises peatükis kirjeldatud herbivooriavastastest kaitsetunnustest on otsitud seoseid järgmiste tunnuste vahel: füüsiliste ja keemiliste tunnuste (Cornelissen et al. 2009, Moles et al. 2013, Read et al. 2009, Steward & Keeler 1988, Twigg & Socha 1996), tolerantsi ja kaitse (Leimu & Koricheva 2006) ning biootiliste interaktsioonide vahendusel toimuva kaitse ja otsese keemilise ja/või füüsilise kaitse vahel (Janzen 1966, Koricheva & Romero 2012, Rehr et al. 1973).

Laiaulatuslik (80-sse sugukonda kuuluvat 261 taimeliiki ja kõiki kontinende, va Antarktika, hõlmav) uuring näitas, et enamasti (40-l juhul 45-st paarikaupa tunnuste vahelisest korrelatsioonist) seosed füüsikaliste ja keemiliste herbivooridevastaste tunnuste vahel puuduvad (Moles et al. 2013). Seejuures ei leidnud kinnitust ei tunnustevaheliste lõivsuhte (negatiivne korrelatsioon uuritud tunnuste vahel) ega ka mitte kaitsesündroomide (positiivne korrelatsioon uuritud tunnuste vahel) olemasolu. Erandiks olid kaks leitud lõivsuhet (tabel 2).

Negatiivne seos ehk lõivsuhe leiti taime lipiidide ja tuha sisalduse vahel (tabel 2) (Moles et al. 2013). Lipiidide sisaldus lehes näitab lehes esinevate õlide (nt terpeenide), kutikulaarse vaha ja resiinide hulka. Tuha sisaldus lehes aga peegeldab kaltsiumoksalaatide ja ränil põhinevate fütoliitide hulka. Kõigil neil ainetel on herbivooriavastane toime. Negatiivne seos on leitud ka tuha sisalduse ja polüetüleenglükooli sidumise võime (näitab tanniinide hulka taimes) vahel. Olgugi, et tunnuseid paarikaupa analüüsides leiti positiivne seos tugeva (raskesti purustatava) lehepinna ja tuha sisalduse, tuha sisalduse ja karvade esinemise, ning õieväliste nektarite ja leheastelde esinemise vahel, ei kinnitanud täpsemad analüüsid kaitsesündroomide olemasolu uuritavatel liikidel (Moles et al. 2013).

Samas on leitud kaitsesündroomi mõnes teises uurimuses. Seetõttu arvatakse, et kaitsesündroomid on kujunenud nii, et taime kulutused antud sündroomile oleksid minimaalsed ja saadav kaitse maksimaalne. Seda arvamust toetab uuring, kus leiti positiivne seos taime lateksi produktsiooni ja trihhoomide vahel (Agrawal & Fishbein 2006). Antud töös eristati kolme erinevat kaitsesündroomi (tabel 2): madal süsiniku ja lämmastiku tase koos kõrge lateksi taseme ja trihhoomide tihedusega; madal süsiniku ja lämmastiku tase ja palju tugeva lehepinnaga lehti koos kõrge kardenoliidide (ingl. k. *cardenolides*) tasemega (Agrawal & Fishbein 2006).

On püütud leida lõivsuhet ka tolerantsi ja kaitse vahel. Selgus, et seda ei esine: looduslik valik tagab mõlema herbivooride vastase strateegia säilimise *Arabidopsis thaliana*'l (Mauricio et al. 1997). Kuid lõivsuhe nende strateegiatega vahel on leitud ühes uurimuses (tabel 2): leiti, et akaatsia (*Acacia*) liikidel ei esine samaaegselt tsüanogeenseid glükosiide ja assotsiatiivseid (sipelgatega) kaitsetunnuseid (Rehr et al. 1973).

Õitsemisfenoloogia ja lateksi tootmise vahel on leitud negatiivne korrelatsioon (Parachnowitsch et al. 2012). *Lobelia siphilitica* taimed kes õitsesid hiljem, tootsid tunduvalt vähem lateksit. Lisaks esines negatiivne seos hilise õitsemise ja kohasuse vahel. Varem õitsema hakanud taimed tootsid suuremaid õisi, suuremaid õisikuid ja tootsid enam biomassi kui hiliselt õitsedes (Parachnowitsch et al. 2012). Veidi on uuritud otsese kaitsetunnuse seotust kaudse kaitsetunnusega. Seejuures leiti, et nende vahel puudus seos: näärmete ja trihhoomide esinemise ning õieväliste nektariumide esinemise vahel korrelatsioon puudus (Rudgers et al. 2004).

Tabel 2. Taime herbivooriavastaste kaitsetunnuste vahel leitud positiivsed ja negatiivsed korrelatsioonid. '-' tähistab negatiivset korrelatsiooni, '+' tähistab positiivset korrelatsiooni.

	morfoloogiline-struktuurne tüüp	keemiline kaitse
morfoloogiline-struktuurne tüüp		- taime lipiidid ja tuha sisaldus ¹ - tuha sisaldus ja polüetüleenglükooli sidumise võime ¹ + palju tugeva lehepinnaga lehti ja kõrge kardenoliidide tase ²
keemiline kaitse	+ madal C ja N tase, kõrge lateksi tase ja trihhoomide tihedus ²	+ madal C ja N tase ja kõrge kardenoliidide tase ²
assotsiatiivne tüüp		- tsüanogeensed glükosiidid ja mutualistlik seos sipelgatega ³

Tabelis on kasutatud andmeid artiklitest: ¹(Moles et al. 2013), ²(Agrawal & Fishbein 2006), ³(Rehr et al. 1973).

Eelmises peatükis kirjeldatud herbivooriavastastest kaitsetunnustest pole minule teadaolevalt otsitud seoseid järgmiste tunnuste vahel: kaudsete kaitsetunnuste (endofüütsete seente, õieväliste nektaariumite, paistetanud astelde ja õõnsuste lehtedes) seost keemiliste kaitsetunnusega, taime suuruse seost keemilise, füüsilise ja assotsatiivse kaitsetunnuse vahel, kompenseerimise seost keemilise, füüsilise ja assotsatiivse kaitsetunnuse vahel ja fenoloogilise nihke kaitsetunnuse seost assotsiatiivse kaitsetunnuse vahel.

4. Arutelu

Taimed kasutavad herbivooride tõrjumiseks ja nende tekitatud kahjustuste vähendamiseks väga erinevaid strateegiaid. Vastupanu herbivoori rünnakule on enamasti kombinatsioon kahest või enamast kaitsemehhanismist (Moles et al. 2013, Schoonhoven et al. 2005). On võimalik, et selgelt eristunud kaitsesündroomide puudumine taimedel on kohastumusliku iseloomuga ja oleneb kooselavatest liikidest. Erinevates kooslustes viib looduslik valik erinevate võimalikest kaitsemehhanismidest moodustunud kombinatsioonide kujunemisele, mis võimaldab optimaalsemat kaitset (Moles et al. 2013). Taime kaitsemehhanismide mõistmiseks tuleb suure liikide hulga põhjal hinnata samaaegselt arvukaid tunnuseid.

Uuringud näitavad, et herbivooride vastaste kaitsetunnuste/-strateegiate vahelisi lõivsuhteid looduses üldiselt ei esine. Vähene lõivsuhte esinemine võib tuleneda sellest, et on keeruline üksikut iseseisvat kaitsetunnust negatiivselt seostada kõikide teiste kaitsetunnustega (Moles et al. 2013). Näiteks kui tunnused a ja b on negatiivselt seotud tunnusega c, siis tunnused a ja b on positiivselt seotud. See võib tuleneda sellest, et erinevad kaitsetunnused võivad samaaegselt toimida ja vähendada herbivooriast tingitud kahjusid, ja seetõttu vajavad taimed mitmeid erinevaid kaitsetunnuseid, et omada efektiivset kaitset (Futuyma 2000).

Tundub, et lõivsuhe ei ole taimel ressursside jagamisel esimene eesmärk. Taimel on mitmeid võimalusi enda kaitsmiseks herbivooride vastu ja kuigi kõik taimed ei investeeri samadesse kaitsetunnustesse, siis investeerivad enamik liikidest vähemalt mingisugusesse kaitse tüüpi (Moles et al. 2013). Lõivsuhe ei pruugi eksisteerida kindlate kaitsetunnuste vahel, vaid hoopiski üldise kaitsetunnuste (nii keemiline kui füüsiline) ja muude tunnuste vahel nagu näiteks kasv ja paljunemine (Koricheva 2002). Seetõttu näiteks samaaegne keemiliste kaitsetunnuste kasutamine mikroobide vastu ja füüsiliste kaitsetunnuste kasutamine suurte herbivooride vastu, peegeldab pigem herbivooride ja mikroobide koosluste koosseisu, mitte ei ilmne lõivsuhtena (Moles et al. 2013).

Seniuurimata kaitsetunnuste esinemise vahelistest seostest võiks uurida veel kompenseerimise seost teiste kaitsetunnustega, taime suuruse seost füüsilise, keemilise ja assotsiatiivse kaitsetunnusega. Huvitav oleks uurida otsese ja kaudse kaitse samaaegset kasutamist taimedel. Põhjuseks miks ei ole lõivsuhet kaudsete ja otseste kaitsetunnuste vahel, võib olla asjaolu, et kaitsetunnused ei ole taimedele kulukad, kuigi kohasuse uurimused väidavad teisiti (Koricheva 2002, Strauss et al. 2002).

Kompenseerimise seost teiste taime kaitsetunnustega tuleks uurida, kuna taim kasutab kompanseerimisel suurt hulka ressursse (Schoonhoven et al. 2005). Seega suure hulga ressursside tarbimisel võib tekkida lõivsuhe teiste kaitsetunnustega nagu keemiline, füüsiline ja assotsiatiivne. Samuti võib oodata lõivsuhte esinemist taime suuruse ja teiste kaitsetunnuste vahel, kuna taime suuruse mõju kohta on väga vähe uurimusi, mille tõttu võib siit tulla huvitavaid tulemusi. Küll aga on alust arvata, et nt fenoloogilise kaitsetunnuse ja assotsiatiivse kaitsetunnuse vahel pole oodata mingisugust seost. Seda seetõttu, et antud seoste uurimine oleks keerukas, kuna assotsiatiivses kaitstes osaleb taimeväline isend (nt sipelgas, endofüütne seen) (Huxley and Cutler 1991, Saikkonen et al. 1998), keda mõjutavad omakorda mitmed tegurid (kliima, inimtegur jne). Lisaks on mõlemad kaitsetunnused taime poolt vähe kontrollitavad. Näiteks 1) võib juhtuda, et sipelgad puuduvad mõnel aastal (Rudgers 2004), kuid fenoloogiline kaitse on taimel siiski, või 2) temperatuur võib sipelgate hulka soodustada ja samas on taimel ka fenoloogiline kaitse. Konkreetse seose leidmine oleks väga keeruline, kuna üksteist mõjutavaid tegureid on mitmeid.

Taimede kaitseündroome on keeruline üheselt määrata, kuna taimeliigid on erinevad. Taimedel on väga palju erinevaid kaitsetunnuste kombinatsioone ja nende vahelisi positiivseid seoseid on kaitsetunnuste hulga tõttu keeruline kindlaks teha. Praeguseks on leitud väheseid näiteid kaitseündroomidest (Agrawal & Fishbein 2006).

Taimed kaitsevad end herbivooride vastu väga erinevate kaitsemehhanismidega (Carmona et al. 2011). Morfoloogilised kaitsetunnused on hästi uuritavad, kuna need on silmnähtavad. Keemilist kaitset võib pidada kõige mitmekesisemaks, kuna see koosneb suurest hulgast sekundaarsetest metaboliitidest (Pichersky & Lewinsohn 2011). Mitmete keemiliste ühendite täpne funktsioon on senini teadmata (Keddy 2007), palju on avastada (ka ühendeid ise). Assotsiatiivne kaitsetunnus on ainus kaitsestrateegia, kus taime kaitse efektiivsus sõltub teistest mutualistlikest organismidest (nt sipelgad, seened). Ajalistest ja ruumilistest kaitsetunnustest ei ole taime poolt mõjutatav ruumiline vältimine (Milchunas & Noy-Meir 2002), seda võib nimetada taime kaitsvaks 'õnneks', et ta on sattunud kasvama antud elupaika. On ka erandeid nagu taime lillesibula sügavamale liigutamine, mida kontrollib taim, mitte taimevälised tegurid (Ward & Saltz 1994). Fenoloogilise kaitsetunnuse puhul on väga mõjutavaks teguriks kliima muutumine, mis võib antud kaitsetunnuse kasulikkust vähendada. Taime biomassi hulga ja muutustega seotud herbivooriavastaseid kaitsestrateegiaid on keeruline kindlaks teha, kuna tolerant, kompanseerimine ja taime kasvamine ei ole otseselt nähtavad kaitsemehhanismid.

Kokkuvõte

Taimedel on välja kujunenud hulgaliselt kaitsekohastumusi herbivooria vältimiseks või selle mõju vähendamiseks. Käesolevas kirjanduse põhjal tehtud töös kirjeldasin põhilisi taimedel esinevaid kaitsekohastumuse tüüpe. Lisaks uurisin, milliseid erinevate kaitsetunnuste esinemise vahelisi seoseid (negatiivset või positiivset korrelatsiooni) on seni leitud. Põhilised taimedel leiduvad kaitsetunnused on 1) morfoloogilised-struktuursed 2) keemilised 3) assotsiatiivsed 4) ajaline ja ruumiline vältimine ja 5) taime biomassi hulga ja muutustega seotud herbivooriavastased strateegiad. Vastupidiselt oodatule, erinevate kaitsetunnuste vahel negatiivset korrelatsiooni üldiselt ei esine. Seega võib öelda, et erinevate kaitsestrateegiate vahel lõivsuhe enamasti puudub. Samuti ei ole enamasti leitud positiivset korrelatsiooni erinevate herbivooriavastaste kaitsetunnuste vahel, mistõttu kaitsesündroomide taimedel enamasti ei esine. Mõned näited selliste lõivuhete ja sündroomide esinemise kohta looduses on erandina siiski leitud. Samas on empiirilisi andmeid veel suhteliselt vähe. Tõin välja mõned herbivooriavastased kaitsetunnused, mille vahel seni seoseid pole otsitud. Üldine järeldus senitehtud uurimustest on, et taimede vastupanu herbivoori rünnakule on enamasti kombinatsioon kahest või enamast kaitsekohastumusest.

Summary

Plants have evolved an arsenal of adaptive defensive traits that reduce the amount and impact of herbivory. In literature-based work I described the main defense traits found in plants. In addition, I reviewed the nature of the correlations (positive or negative) found between different defense traits. The main characteristics of the plant defense mechanisms are 1) morphological-structural, 2) chemical, 3) associative, 4) temporal and spatial controls, and 5) strategies against herbivory associated with changes in plant biomass, amount and variation. Contrary to expectations, negative correlations between various defense mechanisms are generally rare. Thus, we can say that trade-offs are mostly absent between various defense strategies. Also it appears that there are usually no positive correlations between different defense mechanisms, providing therefore little evidence for the existence of plant defense syndromes. Still, a few examples of trade-offs and defense syndromes have been discovered to appear in nature. However, there is still relatively little empirical data. I brought out some defense traits against herbivory, in which correlations between them are not yet studied. The overall conclusion from the studies carried out so far, however, suggests that plant resistance is usually a combination of two or more defenses strategies against herbivores.

Tänuavaldus

Olen väga tänulik Virve Sõbrale, oma juhendajale, kes oli suureks abiks minu bakalaureusetöö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Agrawal AA. 2011.** Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology* 25: 420-432.
- Agrawal AA & Fishbein M. 2006.** Plant defense syndromes. *Ecology* 87: 132-S149.
- Agrawal AA & Karban R. 1997.** Domatia mediate plant-arthropod mutualism. *Nature* 387: 562-563.
- Agrawal AA & Konno K. 2009.** Latex: A model for understanding mechanisms, ecology, and evolution of plant defense against herbivory: *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 311-331.
- Aide TM & Londono EC. 1989.** The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran. *Oikos* 55: 66-70.
- Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I, Wilhelmi H. 1998.** Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126: 237-260.
- Bentley BL. 1977.** Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards: *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407-427.
- Bernays EA. 1991.** Evolution of insect morphology in relation to plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 333: 257-264.
- Boege K & Marquis RJ. 2005.** Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 441-448.
- Brem D & Leuchtman A. 2001.** *Epichloë* grass endophytes increase herbivore resistance in the woodland grass *Brachypodium sylvaticum*. *Oecologia* 126: 522-530.
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ. 2011.** Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25: 358-367.
- da Silva DM & Batalha MA. 2011.** Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology* 212: 181-193.
- Dalin P & Bjorkman C. 2003.** Adult beetle grazing induces willow trichome defence against subsequent larval feeding. *Oecologia* 134: 112-118.
- Eck G, Fiala B, Linsenmair KE, Bin Hashim R, Proksch P. 2001.** Trade-off between chemical and biotic antiherbivore defense in the south east Asian plant genus *Macaranga*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1979-1996.
- Eigenbrode SD & Espelie KE. 1995.** Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores. *Annual Review of Entomology* 40: 171-194.

- Faeth SH. 2002.** Are endophytic fungi defensive plant mutualists? *Oikos* 98: 25-36.
- Feeny P. 1970.** Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581,563.
- Fornoni J. 2011.** Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology* 25: 399-407
- Futuyma DJ. 2000.** Some current approaches to the evolution of plant-herbivore interactions. *Plant Species Biology* 15: 1-9.
- Grubb PJ. 1992.** A positive distrust in simplicity – lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology* 80: 585-610.
- Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, Rafferty CM. 2007.** Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 8: 157-178.
- Hartley SE & Gange AC. 2009.** Impacts of Plant Symbiotic Fungi on Insect Herbivores: Mutualism in a Multitrophic Context: *Annual Review of Entomology* 54: 323-342.
- Haukioja E & Koricheva J. 2000.** Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evolutionary Ecology* 14: 551-562.
- Horvitz CC & Schemske DW. 2002.** Effects of plant size, leaf herbivory, local competition and fruit production on survival, growth and future reproduction of a neotropical herb. *Journal of Ecology* 90: 279-290.
- Jetter R, Schaffer S, Riederer M. 2000.** Leaf cuticular waxes are arranged in chemically and mechanically distinct layers: evidence from *Prunus laurocerasus* L. *Plant Cell and Environment* 23: 619-628.
- Jones P & Vogt T. 2001.** Glycosyltransferases in secondary plant metabolism: tranquilizers and stimulant controllers. *Planta* 213: 164-174.
- Keddy PA. (toimetaja) 2007.** *Plants and Vegetation*. Cambridge University Press, Suurbritannia, lk 284-334.
- Kolb A, Leimu R, Ehrlén J. 2007.** Environmental context influences the outcome of a plant-seed predator interaction. *Oikos* 116: 864-872.
- Koptur S. 1992.** Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. *Insect Plant Interactions* 4: 81-129.
- Koricheva J. 2002.** Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defenses. *Ecology* 83: 176-190.
- Koricheva J & Romero GQ. 2012.** You get what you pay for: reward-specific trade-offs among direct and ant-mediated defences in plants. *Biology Letters* 8: 628-630.

- Kursar TA & Coley PD. 2003.** Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929-949.
- Leimu R & Koricheva J. 2006.** A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112: 1-9.
- Lev-Yadun S. 2001.** Aposematic (warning) coloration associated with thorns in higher plants. *Journal of Theoretical Biology* 210: 385-381.
- Lowenberg GJ. 1994.** Effects of floral herbivory on maternal reproduction in *Sanicula arctopoides* (Apiaceae). *Ecology* 75: 359-369.
- Lubchenco J & Cubit J. 1980.** Heteromorphic life histories of certain marine-algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61: 676-687.
- Maffei ME, Mithöfer A, Boland W. 2007a.** Insects feeding on plants: Rapid signals and responses preceding the induction of phytochemical release. *Phytochemistry* 68: 2946-2959.
- . **2007b.** Before gene expression: early events in plant-insect interaction. *Trends in Plant Science* 12: 310-316.
- Mauricio R, Rausher MD, Burdick DS. 1997.** Variation in the defense strategies of plants: Are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78: 1301-1311.
- Milchunas DG & Noy-Meir I. 2002.** Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99: 113-130.
- Mithöfer A & Boland W. 2012.** Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects: *Annual Review of Plant Biology* 63: 431-450.
- Moles AT, et al. 2013.** Correlations between physical and chemical defences in plants: tradeoffs, syndromes, or just many different ways to skin a herbivorous cat? *New Phytologist* 198: 252-263.
- Mulder CPH. 1999.** Vertebrate herbivores and plants in the Arctic and subarctic: effects on individuals, populations, communities and ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 2: 29-55.
- Obeso JR. 1997.** The induction of spinescence in European holly leaves by browsing ungulates. *Plant Ecology* 129: 149-156.
- Parachnowitsch AL, Caruso CM, Campbell SA, Kessler A. 2012.** *Lobelia siphilitica* plants that escape herbivory in time also have reduced latex production. *PloS one* 7: artikel: e37745.

- Paul VJ & Hay ME. 1986.** Seaweed susceptibility to herbivory – chemical and morphological correlates. *Marine Ecology Progress Series* 33: 255-264.
- Phillips MA & Croteau RB. 1999.** Resin-based defenses in conifers. *Trends in Plant Science* 4: 184-190.
- Pichersky E & Lewinsohn E. 2011.** Convergent Evolution in Plant Specialized Metabolism: Annual Review of Plant Biology 62: 549-566.
- Pisanu S, Farris E, Filigheddu R, Garcí'a MB. 2012.** Demographic effects of large, introduced herbivores on long-lived endemic plant. *Plant Ecology* 213: 1543-1553
- Read J, Sanson GD, Caldwell E, Clissold FJ, Chatain A, Peeters P, Lamont BB, De Garine-Wichatitsky M, Jaffre T, Kerr S. 2009.** Correlations between leaf toughness and phenolics among species in contrasting environments of Australia and New Caledonia. *Annals of Botany* 103: 757-767.
- Robinson SH, Wolfenbarger DA, Dilday RH. 1980.** Antixenosis of Smooth Leaf Cotton to the Ovipositional Response of Tobacco Budworm. *Crop Science* 20: 646-649.
- Rudgers JA. 2004.** Enemies of herbivores can shape plant traits: Selection in a facultative ant-plant mutualism. *Ecology* 85: 192-205.
- Rudgers JA, Strauss SY, Wendel JE. 2004.** Trade-offs among anti-herbivore resistance traits: Insights from *Gossypieae* (*Malvaceae*). *American Journal of Botany* 91: 871-880.
- Saikkonen K, Faeth SH, Helander M, Sullivan TJ. 1998.** Fungal endophytes: A continuum of interactions with host plants: *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 319-343.
- Scheirs J, De Bruyn L, Verhagen R. 2001.** A test of the C-3-C-4 hypothesis with two grass miners. *Ecology* 82: 410-421.
- Schmitz OJ. 2008.** Herbivory from Individuals to Ecosystems: *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 39: 133-152.
- Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. (koostajad) 2005.** Insect-plant biology. Oxford University Press, Oxford, lk 5-9, 11-13, 23, 29, 31-36, 40, 48-58, 245-246, 249-251.
- Strauss SY & Agrawal AA. 1999.** The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 179-185.
- Tiffin P. 2000.** Are tolerance, avoidance, and antibiosis evolutionarily and ecologically equivalent responses of plants to herbivores? *American Naturalist* 155: 128-138.
- Travers-Martin N & Muller C. 2008.** Matching plant defence syndromes with performance and preference of a specialist herbivore. *Functional Ecology* 22: 1033-1043.
- van Poecke RMP & Dicke M. 2004.** Indirect defence of plants against herbivores: Using *Arabidopsis thaliana* as a model plant. *Plant Biology* 6: 387-401.

- Ward D & Saltz D. 1994.** Foraging at different spatial scales – dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev desert. *Ecology* 75: 48-58.
- Werker E. 2000.** Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research Incorporating Advances in Plant Pathology* 31: 1-35.
- Yano S. 1994.** Flower nectar of an autogamous perennial *Rorippa indica* as an indirect defence-mechanism against herbivorous insects. *Researches on Population Ecology* 36: 63-71.

Kaudselt viidatud kirjandus

- Bejer B. 1988.** The nun moth in European spruce forests. Kirjanduslik ülevaade, Plenum Press, New York & London.
- Chiang HS & Norris DM. 1983.** Morphological and physiological-parameters of soybean resistance to agromyzid beanflies. *Environmental Entomology* 12: 260-265.
- Coley PD. 1983.** Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Cooper SM & Owensmith N. 1986.** Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia* 68: 446-455.
- Cornelissen JHC, Gwynn-Jones D, van Logtestijn RSP, Quested HM, Callaghan TV, Aerts R. 2009.** A hypothesised triangular model combining tradeoffs of foliar defence quality and quantity: support from subarctic seed plant species. Koguteoses Ming D, Werger MJA, et al (koostajad), A spectrum of ecological studies. Southwest China Normal University Press, Chongqing, China, lk 36-44.
- Cyr H & Pace ML. 1993.** Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361: 148-150.
- Dyer LA & Coley PD. (koostajad) 2002.** Tritrophic interactions in tropical versus temperate communities. Koguteoses Multitrophic level interactions. Cambridge University Press, lk 67-88.
- Eigenbrode SD & Clement SL. 1999.** Plant genetic resources for the study of insect-plant interactions. Koguteoses Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M (koostajad), Insect-plant biology. Oxford University Press, Oxford, lk 243-262.
- Epstein E. 1999.** Silicon: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 641-664
- Duffey SS & Stout MJ. 1996.** Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 32: 3-37.

- Duke SO, Canel C, Rimando AM, Tellez MR, Duke MV, Paul RN. 2000.** Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. *Advances in Botanical Research Incorporating Advances in Plant Pathology* 31: 121-151.
- Feeny P. 1976.** Plant apparency and chemical defense. *Biochemical interaction between plants and insects*. Springer 10: 1-40.
- Huxley CR & Cutler DF. 1991.** Ant-plant interactions. Koguteoses Schoonhoven LM, van Loon JJA, Dicke M. (koostajad), *Insect-plant biology*, Oxford University Press London, lk 40.
- Janzen DH. 1966.** Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution Lancaster* 20: 249-276.
- Maron JL. 2001.** Intraspecific competition and subterranean herbivory: individual and interactive effects on bush lupine. *Oikos* 92: 178-186.
- Mattson WJ, Simmons GA, Witter JA. 1988.** The spruce budworm in eastern North America. Koguteoses Berryman AA et al. (koostajad), *Dynamics of forest insect populations: patterns, causes, implications*. Plenum Press, New York, lk 309-330.
- Odowd DJ & Willson MF. 1991.** Associations between mites and leaf domatia. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 179-182.
- Rehr S, Feeny P, Janzen DH. 1973.** Chemical defence in Central American non-ant-acacias. *The Journal of Animal Ecology*: 405-416.
- Rosenheim JA, Wilhoit LR, Goodell PB, GraftonCardwell EE, Leigh TF. 1997.** Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *Aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 85: 45-63.
- Sadras VO. 1996.** Cotton compensatory growth after loss of reproductive organs as affected by availability of resources and duration of recovery period. *Oecologia* 106: 432-439.
- Southwood R. 1986.** Plant surfaces and insects. Overview: Edward A (koostaja), *Insects and the plant surface*. London, Sydney & Baltimore, lk 1-22.
- Steward JL & Keeler KH. 1988.** Are there trade-offs among antiherbivore defenses in *Ipomoea (Convolvulaceae)*. *Oikos* 53: 79-86.
- Strauss SY, Rudgers JA, Lau JA, Irwin RE. 2002.** Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 278-285.
- Traw MB & Dawson TE. 2002.** Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. *Oecologia* 131: 526-532.

Twigg LE & Socha LV. 1996. Physical versus chemical defence mechanisms in toxic *Gastrolobium*. *Oecologia* 108: 21-28.

van de Koppel J & Rietkerk M. 2000. Herbivore regulation and irreversible vegetation change in semi-arid grazing systems. *Oikos* 90: 253-260.

Kasutatud kirjandus lisades

Ali JG & Agrawal AA. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science* 17: 293-302

Bones AM & Rossiter JT. 1996. The myrosinase-glucosinolate system, its organisation and biochemistry. *Physiologia Plantarum* 97: 194-208.

Burgess KH. 1991. Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants. Doktoritöö, Harvard University, Cambridge.

Chapman RF & Bernays EA. 1989. Insect behavior at the leaf surface and learning as aspects of host plant-selection. *Experientia* 45: 215-222.

Chew FS & Renwick JAA. 1995. Host plant choice in *Pieris* butterflies. *Chemical Ecology of Insects*. Springer US 2: 214-238.

Dale D. (koostaja) 1988. Plant-mediated effects of soil mineral stresses on insects.

Koguteoses Plant stress-insect interactions. John Wiley & Sons, New York, lk 35-110.

Damle MS, Giri AP, Sainani MN, Gupta VS. 2005. Higher accumulation of proteinase inhibitors in flowers than leaves and fruits as a possible basis for differential feeding preference of *Helicoverpa armigera* on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill, Cv. Dhanashree). *Phytochemistry* 66: 2659-2667.

Detzel A & Wink M. 1993. Attraction, deterrence or intoxication of bees (*Apis mellifera*) by plant allelochemicals. *Chemoecology* 4: 8-18.

Facchini PJ. 2001. Alkaloid biosynthesis in plants: Biochemistry, cell biology, molecular regulation, and metabolic engineering applications: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 52: 29-66.

Fahey JW, Zalcman AT, Talalay P. 2001. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants. *Phytochemistry* 56: 5-51.

Gershenzon J & Croteau R. 1991. Terpenoids. Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites 1: 165-219.

Gleadow RM & Woodrow IE. 2002. Constraints on effectiveness of cyanogenic glycosides in herbivore defense. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1301-1313.

- Green TR & Ryan CA. 1972.** Wound-Induced Proteinase Inhibitor in Plant Leaves: A Possible Defense Mechanism against Insects. *Science (New York)* 175: 776-777.
- Hildreth SB, et al. 2011.** Tobacco nicotine uptake permease (NUP1) affects alkaloid metabolism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 18179-18184.
- Hopkins RJ, van Dam NM, van Loon JJA. 2009.** Role of Glucosinolates in Insect-Plant Relationships and Multitrophic Interactions: *Annual Review of Entomology* 54: 57-83.
- Jordano P. (toimetaja) 1992.** Fruits and frugivory. *Koguteoses Fenner M. (koostaja), Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.* Cabi lk 105-156.
- Kainulainen P, Nissinen A, Piirainen A, Tiilikkala K, Holopainen JK. 2002.** Essential oil composition in leaves of carrot varieties and preference of specialist and generalist sucking insect herbivores. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 211-216.
- Langenheim JH. 1994.** Higher-plant terpenoids – a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223-1280.
- Malo JE, Leirana-Alcocer J, Parra-Tabla V. 2001.** Population fragmentation, florivory, and the effects of flower morphology alterations on the pollination success of *Myrmecophila tibicinis* (*Orchidaceae*). *Biotropica* 33: 529-534.
- McCall AC & Irwin RE. 2006.** Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9: 1351-1365.
- Morita M, Shitan N, Sawada K, Van Montagu MCE, Inze D, Rischer H, Goossens A, Oksman-Caldentey KM, Moriyama Y, Yazaki K. 2009.** Vacuolar transport of nicotine is mediated by a multidrug and toxic compound extrusion (MATE) transporter in *Nicotiana tabacum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 2447-2452.
- Mothershead K & Marquis RJ. 2000.** Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.
- Raffa KF & Berryman AA. 1983.** The role of host plant-resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (*Coleoptera, Scolytidae*). *Ecological Monographs* 53: 27-49.
- Sharkey TD & Yeh SS. 2001.** Isoprene emission from plants: *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 52: 407-436.
- Zhu-Salzman K, Luthe DS, Felton GW. 2008.** Arthropod-inducible proteins: Broad spectrum defenses against multiple herbivores. *Plant Physiology* 146: 852-858.

- Tallamy DW, Stull J, Ehresman NP, Gorski PM, Mason CE. 1997.** Cucurbitacins as feeding and oviposition deterrents to insects. *Environmental Entomology* 26: 678-683.
- Textor S & Gershenzon J. 2009.** Herbivore induction of the glucosinolate-myrosinase defense system: major trends, biochemical bases and ecological significance. *Phytochemistry Reviews* 8: 149-170.
- White TCR. 1985.** When is a herbivore not a herbivore? *Oecologia* 67: 596-597
- Wink M, Schmeller T, Latz-Bruning B. 1998.** Modes of action of allelochemical alkaloids: Interaction with neuroreceptors, DNA, and other molecular targets. *Journal of Chemical Ecology* 24: 1881-1937.
- Yazaki K, Sugiyama A, Morita M, Shitan N. 2008.** Secondary transport as an efficient membrane transport mechanism for plant secondary metabolites. *Phytochemistry Reviews* 7: 513-524.

Internetiallikad

- Internet 1, Burkepile D. 2011.** The Encyclopedia of Earth - Herbivory. Boston University: <http://www.eoearth.org/article/Herbivory>

Lisad

Lisa 1. Põhilised herbivooride rühmad

Herbivoore võib jaotada rühmadesse taksonoomilise kuuluvuse ja kehasuuruse järgi, aga ka selle põhjal, milliseid taimeosi nad söövad. Taksonoomiliselt kuuluvuselt leidub herbivooride hulgas baktereid, seeni (sh mükoriisa), nematoode (taimeparasiidid), limuseid (teod, karbid), putukaid (nii vastsed kui valmikud), roomajaid, kalu, linde, imetajaid (jäneselised, sõralised, kabjalised, närilised) (White 1985). Kehasuuruse põhjal herbivoore jagades on neid väga erinevaid, kõik ei ole võrdse suurusega. Maal olevad herbivoorid ulatuvad väikestest termiitidest, kes kaaluvad vähem kui 1g, kuni 5000kg kaaluvate elevantideni. Suurimatel herbivooridel, nagu ninasarvikud ja elevantid Aafrikas on väga oluline mõju ökosüsteemidele (Internet 1). Söödavate taimeosade põhjal jaotatakse herbivoore florivoorideks, frugivoorideks jne.

Putukad on suurimad herbivoorid oma biomassi, liikide hulga ja reproduktiivsuse poolest (Keddy 2007). Putukherbivoore eristatakse toitumistüübi põhjal. Monofaagid on putukad, kes toituvad ainult ühest kindlast taksonist pärit liigist või lähisuguluses olevast (Ali 2012). Putukherbivoorid, kelle toiduks on mitmed taimeliigid, samuti ühest taimeperekonnast, nimetatakse oligofaagideks. Ülejäänud hulka putukaid nimetatakse polüfaagideks (Ali 2012). Nad toituvad liikidest, mille päritolu jaguneb mitmete liigirühmade vahel. Mõned herbivooride grupid nagu näiteks lehetäid, sugukond *Cicadellidae* on enam kui 75% monofaagid. Hinnanguliselt kõigist herbivoorsetest putukatest <10% toituvad taimedest, mis on pärit enam kui kolmest erinevast taimeperekonnast (Ali 2012).

Söödavate taimeosade põhjal jaotatakse herbivoore granivoorideks (seemnetest toitujad), folivoorideks (lehtedest toitumine), nektarivoorideks (nektarist toitumine), ksülofaagideks (puidust toitumine), taimemahlast toituvateks. Eriti olulist mõju taimele omavad reproduktiivsetest taimeosadest toitujad nagu florivoorid ja frugivoorid. Florivooria on mistahes konsumendi põhjustatud kahju arenevatele õienuppudele või valminud õitele enne seemnekesta arengut. Lisaks kaasneb kahjustus kandlehtedele, tupplehtedele, kroonlehtedele, tolmukatele, emakale ja seeläbi ka õietolmule ja seemnealgele (Burgess 1991). Florivooride mõju taimi paljunemise edukusele varieerub negatiivsest (Mothershead & Marquis 2000) neutraalseni (Malo et al. 2001). Kõik sõltub tegurite mitmekesisusest: 1) kui suur on õie kahjustus suurus ja millist tüüpi see on 2) kuidas taim ristub ja millised on arengukäigu

tunnused 3) milline on õite sugulise paljunemise tüüp (kas tegemist on kahekojalise või ühekojalise taimega) 4) missugused on interaktsioonid konkurentide ja mutualistidega (McCall & Irwin 2006).

Frugivooria puhul on tegemist viljade tarbimisega. Selle käigus loomad kas oksendavad, roojavad, sülitavad välja või viskavad kahjustamata seemned eemale peremeestaimest – nad on seemnete levitajaks looduslikes kooslustes. Seetõttu on frugivooridel keskne ülesanne taimepopulatsioonides, kus looduslik uuenemine on tugevalt mõjutatud seemnelevist läbi loomade. Ainult viljatoidulisi loomi on vähe, kuid enamuse on osaliselt frugivoorid, kes tarbivad koos muu saagiga erinevas koguses vilju (Jordano 1992).

Lisa 2. Sekundaarsed metaboliidid, lateks ja proteaasi inhibiitorid

Terpenoidid ehk terpeenid on sekundaarsete metaboliitide suurim rühm. Praeguseks on neid kirjeldatud umbes 30 000 (Schoonhoven et al. 2005). Terpenoidid on taimedes tavaliselt kompleksse seguna. Näiteks porgandi lehes leiduvad eeterlikud õlid võivad koosneda kuni kolmekümnest erinevast terpenoidist (Kainulainen et al. 2002). Terpenoidid ehk isoprenoidid aitavad kaasa taime otsesele ja kaudsele kaitsele (Gershenzon & Croteau 1991, Sharkey & Yeh 2001). Lenduvates segudes on olulised mono-, seskvi ja homoterpenoidid. Täpseid mehhanisme, kuidas terpenoidid vahetult putukatest kahjurite vastu tegutsevad, pole teada (Gershenzon & Croteau 1991, Langenheim 1994).

Kuna terpenoidide hulka kuulub palju erinevaid ühendeid, tõin antud töös välja olulisemad. Mittelenduvad diterpenoidid on peamiseks koostisosaks taime vaigus, mida leidub okaspuudes (Phillips & Croteau 1999, Schoonhoven et al. 2005). See kajastub otsese taimekaitse strateegiana. Tärpentin, mis moodustab vaigust imeväikese osa ja koosneb mono- ja seskviterpeenidest, on eemalepeletava toimega. Lisaks toimib tärpentin lahusena, mis mobiliseerib vaikhapped haavatud kohale. Kui tärpentin aurustub jäävad alles vaikhapped, mis teevad läbi oksüdatiivse polümerisatsiooni ja seeläbi püüavad lõksu ja tapavad sissetungivad putukad (Phillips & Croteau 1999, Raffa & Berryman 1983).

Enamuse monoterpenoide on lenduvad ühendid. Peamiselt on nad komponentideks eeterlikes õlides. Neid leidub laialdaselt katte- ja paljasseemnetaimedes, kus nad eritavad iseloomulikku maitset ja lõhna koes, kus neid leidub. Suurimaks terpenoidide klassiks on seskviterpenoidid, mida leidub samuti eeterlikes õlides. Eelkõige leidub neid näärmekarvades ja taimemahlas korvõieliste sugukonnas (Schoonhoven et al. 2005). Triterpenoidid on laialdaselt levinud ja mitmekülgsed, neid leidub vaigus, kütikulas ja koores. Nende üheks olulisemalt koostisosaks

on limoneenid, mis on teadaolevalt putukate eemale peletamises ühed efektiivsemad (Tallamy et al. 1997).

Tsüanogeenseid glükosiide suudavad tõenäoliselt sünteesida kõik taimed. Neid leidub peamiselt lehtedes ja viljades (Schoonhoven et al. 2005). Enamik liikides neid ei kuhjata vaid metaboliseeritakse. Tsüanogeensed glükosiidid ei ole taimele toksilised ja on talletatud vakuoli (Mithöfer & Boland 2012). Taimekoe kahjustamisel tsüanogeensed komponendid hüdrolüüsitakse ensümaatilisel ja moodustub väga toksiline vesiniktsüaniid (Gleadow & Woodrow 2002), mis mõjutab raku hingamist. Loomade puhul on surmavaks doosiks 100 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (Yazaki et al. 2008). Seetõttu on vesiniktsüaniid üks efektiivsemaid taimetoksiine. Hinnanguliselt kõikidest taimedest 11% sisaldab mõõdetavas koguses tsüanogeneene (Schoonhoven et al. 2005). Näiteks *Eucalyptus cladocalyx* lehed võivad eraldada 15% lämmastikust tsüanogeense glükosiidi, prunasiini tarbeks (Chapman & Bernays 1989).

Glükosinolaadid on tsüanogeensete glükosiidide kõrval tuntuim *kahesidemeliste* kaitseühendite grupp näiteks ristõieliste sugukonnas (Mithöfer & Boland 2012), kus nad stimuleerivad putukate toitumist ja munemist (Chew & Renwick 1995). Antud ühendite grupis on teada üle 120 erineva glükosinolaadi (Fahey et al. 2001, Hopkins et al. 2009). Kõik glükosinolaadid sisaldavad väävli ja lisaks ka lämmastiku aatomeid (Dale 1988). Glükosinolaadid on paljudele generalistidele ja mitmetele spetsialistidele seedimatud ja mürgised ained. Taimekoe kahjustamisel glükosinolaadid vabanevad vakuoolist reageerivad mürosinaasiga ja vabanevad mitmed herbivooridele toksilised ained (Bones & Rossiter 1996, Hopkins et al. 2009). Huvitaval kombel kasutavad teatud parasiidid glükosinolaate, mis vabanevad herbivooride toimetel, enda ja taime kaitseks (Hopkins et al. 2009). Sellisel juhul on glükosinolaadid nii otseseks kui kaudseks kaitseks kahjustatavale taimele (Schoonhoven et al. 2005). Glükosinolaadid ja nende hüdrolüüsi produktid mõjuvad lisaks putukatele negatiivselt suurele hulgale herbivooridele nagu imetajad, linnud, molluskid ja nematoodid (Textor & Gershenzon 2009).

Alkaloidid on looduses esinevad mitmekesise struktuuriga lämmastikku sisaldavad algühendid (Facchini 2001). Katteseemnetaimedest 20% toodavad alkaloide. Harva leidub alkaloide paljasseemnetaimedes ja eostaimedes. Enamik alkaloide on toitumist takistavad ja võivad olla ka mürgised enamik selgroogsetele ja lüliljalgsetele (Schoonhoven et al. 2005) (Mithöfer & Boland 2012). Suur hulk alkaloide koosneb küllaltki vähesest hulgast aminohapetest nagu histidiin, lüsiin, ornitiin, trüptofaan ja türosiin (Facchini 2001). Taimes puudub neil enamasti primaarne funktsioon. Alkaloidid mõjuvad loomade erinevatele

metaboolsetele süsteemidele (Mithöfer & Boland 2012). Mõned võivad mõjutada ensüüme ja seeläbi muuta erinevaid psühholoogilisi protsesse. Teised lisavad vahele nukleiinhappeid, seeläbi inhibeerivad DNA sünteesi ja reparatsiooni. Mõned omavad tugevat mõju närvisüsteemile (Wink et al. 1998). Alkaloide leidub rohkelt taimesugukondades nagu maavitsalised, magunalised, koerakoolulised ja tulikalised. Tüüpilisteks alkaloidideks on *tropolone* alkaloid kolhitsiid, puriinalkaloid kofeiin ja püridiinalkaloid nikotiin (Mithöfer & Boland 2012).

Kolhitsiini produtseerib harilik sügislill (*Colchicum autumnale*). Kolhitsiin on toksiline nt meemesilasele (*Apis mellifera*) massi kontsentratsioonil 0,03%. (Detzel & Wink 1993). Kofeiini leidub mitmesugustes taimeliikides. Kõige silmapaistvamaks liigiks on araabia kohvipuu (*Coffea arabica*), kus kofeiin on looduslikuks kaitseühendiks. Kofeiin halvab ja võib olla mürgine taimest toituvatele putukatele (Detzel & Wink 1993). Nikotiin on üheks kõige paremini uuritud näiteks. Nikotiini biosüntees toimub taime juurtes ja saab alguse herbivooride poolt (Morita et al. 2009). Nikotiini toodetakse ornitiinist ja nikotiinhappest (Schoonhoven et al. 2005). Kui herbivoor vigastab lehte, tõuseb selles jasmonaadi tase. Seejärel transporditakse hormoon jasmonaat juurtesse ja aktiveerub nikotiini biosüntees (Morita et al. 2009). Juures produtseeritud alkaloid viiakse ksüleemis õhuga kokkupuutuvatesse taime osadesse (Hildreth et al. 2011).

Fenoolid on taimedes üldlevinud. Nad koosnevad aromaatselt tsüklilist, ühe või rohkema hüdroksüüli rühmaga (polüfenoolid) ja arvukalt teiste ainerühmadega. Kõige suurem grupp taime fenoolidest on flavonoidid, mis ilmnevad üleüldiselt kõrgemates taimedes. Sellepärast kohtuvad peaaegu kõik herbivoorid antud sekundaarsete metaboliitidega. Enamasti sisaldavad taimed antud grupist mitmeid esindajaid ja peaaegu iga taimeliik omab iseloomulikku flavonoidide rühma. Enamik flavonoide asub vakuoolis. Flavonoidide hulgas leidub märkimisväärsed toitumist takistavaid ühendeid või putuka toksikante. Näiteks faseoliin on üks kõige enam toitumist takistav ühend (Schoonhoven et al. 2005).

Proteaasi inhibiitorid on hiljutiste uuringute põhjal leitud taime kaitsemehhanismid, mis on alahinnatud (Mithöfer & Boland 2012). Paljud neist omavad seedimist takistavat toimet. Mitmed neist proteiinidest on aktiivsed putuka sooles, elades üle leeliselised tingimused. Proteolüüside poolt vähendatakse kiirelt toksiliste taimeproteiinide kahjulikkus. Selliseid proteiine, millele mõjuvad proteolüüsid saab kaitsta tagades samaaegselt proteaasi inhibiitori olemasolu. Proteaasi inhibiitorid seonduvad proteaaside külge ja seeläbi inhibeerivad ensümaatilist aktiivsust (Zhu-Salzman et al. 2008). Seeläbi saavad proteiinid avaldada

kahjulikku mõju putuka soolestikule ja seeläbi häirivad toitainete tarbimist (Green & Ryan 1972). Näiteks tomat (*Lycopersicon esculentum*) leiduvad proteaasi inhibiitorid on kahjulikud puuvillaööläsele (*Helicoverpa armigera*). Uurimuses leiti, et puuvillaööläse vastsed toitusid lehtedest ja viljadest, kuid õisi nad ei puutunud. See võib viia järelduseni, et õite kudedes võib olla proteaasi inhibiitoreid kontsentreeritumalt (Damle et al. 2005).

Lateks ehk piimmahl on keemiliselt määratlemata piimjas suspensioon või emulsioon, milles osakesed on vesilahuses ja mis tavaliselt asub rõhu all elus taime rakkudes. Lateks esineb ligikaudu 10% kõigist taimeliikidest ja võib sisaldada mitmesuguseid spetsiaalseid metaboliite ja proteiine (Agrawal & Konno 2009). Mitmed neist ühenditest tagavad vastupanuvõime putukatele, kuna nad on toksilised, ei ole toitvad või on lihtsalt kleepuvad. Nii kleepumine kui ka tüüpiline valge värvus tuleneb kummi osakestest, mis on lahuses hajutatult. Herbivoor, kes kahjustab rakku mehaaniliselt, võib sattuda kontakti haavast lekkiva lateksiga. Lisaks kleepuvusele pole täpselt teada seda aktiivset komponenti, mis kahjustab herbivoori, kuna lateks on niivõrd mitmekesine segu ja koosneb mitmetest komponentidest (Mithöfer & Boland 2012).

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina Pille-Riin Ressar

(autori nimi)

(sünnikuupäev: 27.12.1990)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

**TAIMEDE KAITSEKOHASTUMUSTE TÜÜBID JA NENDE OMAVAHELISED
SEOSED**

(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on Virve Sõber

(juhendaja nimi)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **23.05.2013**